

## THÉORIE DE L'INFORMATION ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE \*

Par J. P. CANCELA DA FONSECA

Le rapport entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus faisant partie d'une même biocénose a préoccupé depuis longtemps les naturalistes. Il est bien connu que quelques espèces sont très abondantes, quelques autres le sont moyennement et d'autres sont plus rares. Cela est le résultat d'interrelations multiples entre espèces elles-mêmes, et entre espèces et le milieu ambiant qui conduit à un état d'équilibre plus ou moins stable où on observe un flux et reflux constant du nombre d'individus par espèce. Le spectre de l'abondance relative des espèces existant à un moment donné dans l'écosystème est donc un reflet de ces interactions (WILLIAMS 1964).

Les auteurs ont donc essayé de mesurer quantitativement ce spectre en appliquant des critères de caractère probabilistique. Les coefficients obtenus ont été nommés *indices de diversité*. Ils sont plus élevés pour les écosystèmes avec un grand nombre d'espèces et dans lesquels le nombre d'individus de chaque espèce décroît lentement et ils sont plus bas dans le cas contraire (MARGALEF, 1957 ; MOUNTFORD, 1962).

Le plus important et répandu jusqu'à présent est celui de FISCHER, CORBET et WILLIAMS (1943) basé sur les séries logarithmiques ; sa valeur,  $\alpha$  étant donnée par :

$$s = \alpha \log_e \left( 1 + \frac{n}{\alpha} \right)$$

où  $s$  est le nombre d'espèces observées et  $n$  le nombre d'individus. La réciproque de cette valeur  $\alpha$  est utilisée par MOUNTFORD (1962) comme *indice de similarité* :

$$I = \frac{1}{\alpha}$$

D'autres indices de diversité ont été développés par différents auteurs dont MENHINICK (1964), qui en fait la critique en soulignant les deux critères auxquels les coefficients doivent obéir : 1) indépendance par rapport à la taille de l'échantillon ; 2) différenciation d'écosystèmes ayant

\* Travail présenté au Troisième Colloque sur l'Étude des Populations Animales, Paris, mai 1966.

le même nombre d'individus, mais un nombre différent d'espèces. Cet auteur propose comme indice de diversité :

$$D = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Cependant, une nouvelle voie a été décelée par MACARTHUR (1955) et MARGALEF (1957) avec l'application de la théorie de l'information (SHANNON & WEAVER, 1949) à l'étude, respectivement de la stabilité et de la diversité spécifiques d'une biocénose.

Cette théorie a pour base l'étude des probabilités d'occurrence d'événements en chaîne, dites chaînes de Markov (FRECHET, 1952). Le résultat est exprimé en unités d'incertitude ou d'information ; l'expression qui mesure l'incertitude étant :

$$H = - \sum p_i \log p_i$$

où  $p_i$  sont les probabilités d'occurrence de chaque événement  $i$ .

L'incertitude sera maximale quand tous les éléments ( $n$ ) auront la même probabilité d'occurrence ( $p_i = 1/n$ ) ; elle diminue au fur et à mesure que certains événements sont plus fréquents que les autres pour atteindre la valeur minimale (zéro) quand un seul événement se présente et on a la certitude de son occurrence (SHANNON & WEAVER, 1949 ; EDWARDS, 1964).

En 1957 et en 1960 MACARTHUR analyse le problème de l'abondance relative des espèces et propose trois modèles dont le premier est le plus conforme à l'hypothèse de l'équilibre entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus : il admet dans ce modèle que les niches écologiques des différentes espèces se touchent mais ne se superposent pas et que le nombre total d'individus de l'ensemble des espèces est essentiellement constant.

L'abondance relative des espèces sera donnée par :

$$a_r = \frac{n}{s} \sum_{i=1}^r \frac{1}{s-i+1}$$

où  $r$  est le rang de chaque espèce et  $r = 1$  correspondant à l'espèce la plus rare.

La seconde hypothèse admet la superposition des niches écologiques et l'indépendance de l'abondance de chaque espèce appartenant à l'écosystème. Ce cas est plus rare dans la nature. L'expression présentée par MACARTHUR en 1957 et 1960 s'est avérée incorrecte ; elle a été récemment remaniée par VANDERMEER et MACARTHUR (1966) ; elle est de la forme :

$$b_r = \frac{n (\sqrt{s+1} - \sqrt{s-r+1})}{\sum_{r=1}^s (\sqrt{s+1} - \sqrt{s-r+1})}$$

La troisième hypothèse est celle qui a le moins d'intérêt du point de vue diversité spécifique ; elle considère le cas où les niches ni se superposent ni se voient.

L'abondance relative calculée par ces expressions peut être comparée ensuite avec l'abondance relative observée. La différence entre les deux abondances relatives peut être testée statistiquement par la méthode du  $\chi^2$  (KING, 1964 ; PETTER, 1966). Dans beaucoup de cas l'abondance relative calculée est significativement différente de l'abondance relative observée. Cela montre que l'écosystème est une unité complexe et que les espèces étudiées font partie d'unités biotiques différentes (MACARTHUR, 1957), la subdivision de la biocénose initiale s'impose et des résultats plus concordants peuvent donc être obtenus (PETTER, 1966).

Il ne faut pas oublier que beaucoup d'études écologiques sur ce sujet se font sur des groupes systématiques particuliers (KING, 1964) qui ne représentent pas forcément le total d'espèces et d'individus caractéristiques de l'écosystème étudié : des résultats partiels doivent donc correspondre à une faune partielle.

Ces mêmes problèmes ont été longuement discutés par HAIRSTON (1959) et WATT (1964) en appliquant principalement la théorie de l'information.

En 1964 LLOYD et GHELARDI analysent le problème de la diversité spécifique sur une nouvelle base. Ils considèrent qu'il y a deux composants dans la diversité : le nombre d'espèces et « l'équitabilité » ou la possibilité d'ajustement du nombre d'individus de chaque espèce, de façon que les espèces communes deviennent plus rares et les plus rares communes.

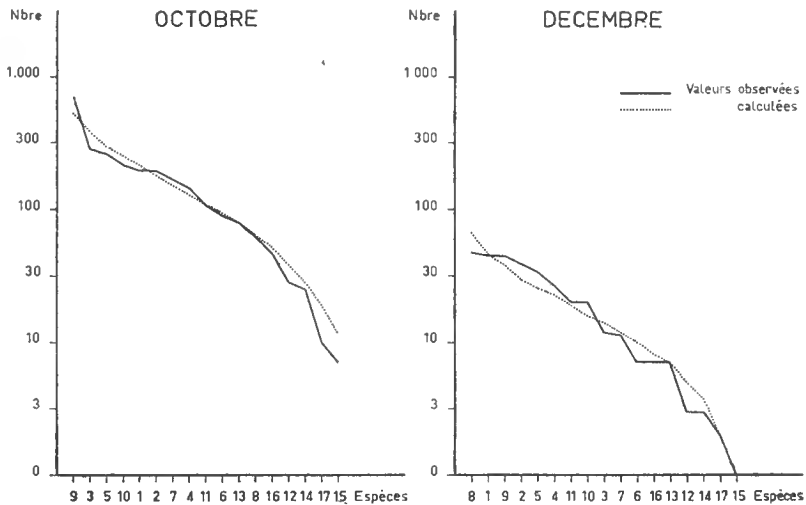


FIG. 1 A.

En admettant que la diversité spécifique est donnée par l'expression de SHANNON :

$$H(s) = - \sum_{r=1}^s p_r \log_2 p_r$$

ils déterminent la valeur théorique de la diversité en substituant  $p_r$  ( $= p_1$ ) par  $\pi_r$ , la valeur donnée par l'expression de MACARTHUR pour chaque espèce

$$\pi_r = \frac{1}{s} \sum_{i=1}^r \frac{1}{s-i+1}$$

et obtiennent donc

$$M(s) = - \sum_{r=1}^s \pi_r \log_2 \pi_r$$

Pour ces auteurs l'information relative (diversité relative),  $\pi_r$ , c'est-à-dire le quotient entre l'information observée (diversité observée) et l'information maximale (diversité maximale), ne peut pas donner une mesure de « l'équitabilité » étant donné que la diversité maximale ne se vérifie jamais dans la nature. Une mesure plus juste sera celle qui est exprimée par le quotient entre  $H(s)$  et  $M(s)$ . Cependant comme les unités dans lesquelles  $H(s)$  et  $M(s)$  sont exprimés, sont les bits/individu, et par conséquent dans une échelle logarithmique, les auteurs pensent que  $H(s)$  et  $M(s)$  ne peuvent pas être comparés par le moyen d'un quotient. Ils proposent donc de comparer le nombre d'espèces  $s$  avec le nombre d'espèces  $s'$  correspondant à une valeur  $M(s')$  qui serait égale à la valeur de  $H(s)$  calculée à partir des données.

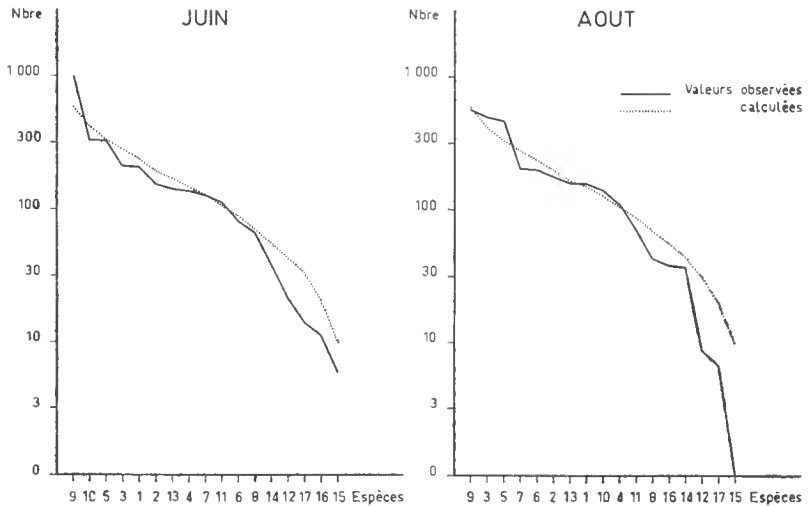


FIG. 1 B.

Pour cela ils ont construit une table qui donne en fonction de  $M(s') = H(s)$  la valeur de  $s'$ , et « l'équitabilité » sera donc mesurée par le quotient :

$$\varepsilon = \frac{s'}{s} \quad \text{ou} \quad \varepsilon \% = \frac{s'}{s} \times 100$$

La communauté observée aura une diversité qui sera celle correspondante à une communauté en équilibre ayant seulement  $\varepsilon$  % des espèces présentes.

La même année (1964) LLOYD propose d'autres innovations, comme la substitution des valeurs de  $p_i$  basée seulement sur le nombre d'individus, par des valeurs dans lesquelles les taux de reproduction ou les taux de métabolisme entrent en jeu, et donnent les expressions « corrigées » équivalentes.

D'une façon plus directe ENGELMANN (1961) avait appliqué l'expression de MACARTHUR aux nombres d'individus, biomasses et taux d' $O_2$  consommé d'une communauté d'Oribates du sol et avait montré que l'ajustement des courbes observées aux courbes calculées était plus étroit dans les derniers cas.

Nous avons appliqué la technique de LLOYD aux fluctuations annuelles d'une communauté d'Acariens Oribates de la litière d'une chênaie belge (Tab. I ; fig. 1). Les données récoltées par LEBRUN (1965), ont été prises dans le travail de BERTHET (1964) ; nous voulons remercier de la gentillesse avec laquelle ces deux auteurs nous ont permis d'utiliser leurs données. Nous avons pris en considération seulement 17 espèces (adultes) d'une communauté de 46 espèces, celles qui contribuent avec plus de 1 % au métabolisme du système. Ce choix a été fait à la suite d'une étude sur l'application de la théorie de l'information aux problèmes de la production dans le sol (CANCELA DA FONSECA, 1966).

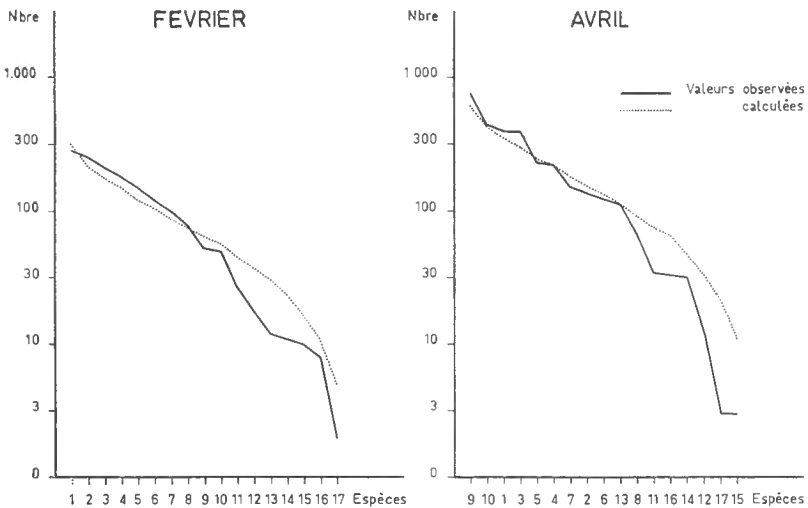


FIG. 1 C.

Les résultats du Tableau I permettent de suggérer les conclusions suivantes :

1) La biocénose considérée est très homogène ; l'information relative varie entre des limites assez étroites, la diversité est élevée ;

*Tableau I*

INFORMATION, INFORMATION RELATIVE ET « ÉQUITABILITÉ »  
CONTENUE DANS LA DISTRIBUTION MENSUELLE  
DES ESPÈCES D'ORIBATES (ADULTES)  
VIVANT DANS LA LITIÈRE D'UNE CHENAIE.

1961

s = 17 (espèces)

H(17) max. = 4,09 bits/espèce

M(17) = 3,56 bits/espèce

Mois	Total individus N <sup>o</sup>	H(17) Bits/espèce	H <sub>R</sub> %	s'	ε
Février.....	1553	3,40	83	15,0	88
Avril.....	3112	3,34	82	14,5	85
Juin.....	2962	3,25	80	13,5	79
Août.....	2903	3,39	83	15,0	88
Octobre.....	2666	3,44	84	15,5	91
Décembre.....	330	3,53	86	16,5	97

2) L'abondance relative des espèces au cours de l'année est donc suffisamment uniforme, bien que des changements dans la position relative des espèces se vérifient ; les pointes les plus saillantes apparaissent au mois de juin ; quelques espèces dominent franchement ;

3) « L'équitabilité » est plus grande aux mois d'Octobre et Décembre ; la communauté atteint presque la saturation, c'est-à-dire la position d'équilibre ; cependant « l'équitabilité » est relativement élevée toute l'année ce qui semble indiquer une communauté en équilibre ;

4) Finalement il faut attirer l'attention sur le fait qu'il y a un ajustement très net entre les valeurs observées et les valeurs calculées à partir de l'expression de MACARTHUR (fig. 1), ce qui ne se vérifie pas quand les 46 espèces sont prises en considération (BERTHET, commun. person.) ; en raison des changements mensuels vérifiés, soit des positions relatives des espèces, soit du nombre d'individus de chacune, cet ajustement rappelle l'existence d'un mécanisme du type homéostatique responsable pour le maintien de la communauté étudiée.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHET, P., 1964. — L'activité des Oribatides (Acari : Oribatei) d'une chênaie. — *Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, **152**, pp. 1-152.
- CANCELA DA FONSECA, J. P., 1966. — La théorie de l'information appliquée à la productivité de la microforme du sol. — *Ecol. Polska* (sous presse).
- EDWARDS, E., 1964. — *Information transmission*. (IV) + 134 p. London : Chapman & Hall.
- ENGELMANN, M. D., 1961. — The rôle of soil arthropods in the energetics of an old field community. — *Ecol. Monogr.*, **31**, pp. 221-238.
- FISHER, R. A., A. S. CORBET and C. B. WILLIAMS, 1943. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. — *J. Anim. Ecol.*, **12**, pp. 42-58.
- FRECHET, M., 1952. — *Méthode des fonctions arbitraires. Théorie des événements en chaîne dans le cas d'un nombre fini d'états possibles*. (Recherches théoriques modernes sur le calcul des probabilités. Second livre). — 2<sup>e</sup> éd., xx + 374 p. Paris, Gauthier-Villars.
- HAIRSTON, N. G., 1959. — Species abundance and community organization. — *Ecology*, **40**, pp. 404-416.
- KING, C. E., 1964. — Relative abundance of species and MacArthur's model. — *Ecology*, **45**, pp. 716-727.
- LEBRUN, P., 1965. — Contribution à l'étude écologique des Oribatides de la litière d'une forêt de Moyenne-Belgique. — *Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, **153**, pp. 1-96.
- LLOYD, M., 1964. — Weighting individuals by reproductive value in calculating species diversity. — *Amer. Nat.*, **98**, pp. 190-192.
- and R. J. GHELARDI, 1964. — A table for calculating the « equitability » component of species diversity. — *J. Anim. Ecol.*, **33**, pp. 217-225.
- MACARTHUR, R. H., 1955. — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. — *Ecology*, **36**, pp. 533-536.
- 1957. — On the relative abundance of bird species. — *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **45**, pp. 293-295.
- 1960. — On the relative abundance of species. — *Amer. Nat.*, **94**, pp. 25-36.
- MARGALEF, R., 1957. — La teoría de la información en ecología. — *Mem. R. Acad. Barcelona*, **32**, 13, pp. 373-449.
- MENHINICK, E. F., 1964. — A comparison of some species individuals diversity indices applied to samples of field insects. — *Ecology*, **45**, pp. 859-861.
- MOUNTFORD, M. D., 1962. — An index of similarity and its application to classification problems. — In, P. W. Murphy Ed., *Progress in Soil Zoology*, pp. 43-50. (London : Butterworths).
- PETTER, Annie J., 1966. — Équilibre des espèces dans les populations de nématodes parasites du colon des tortues terrestres. — *Mem. Mus. Hist. Nat. (N.S.A.)*, **38**, 1, pp. 1-252.
- SHANNON, C. E. and W. WEAVER, 1949. — *The mathematical theory of communication*. — (1963 ed.). (IV) + 125 p. Urbana : The University of Illinois Press.

- VANDERMEER, J. H. and R. H. MACARTHUR, 1966. — A reformulation of alternative (b) of the broken stick model of species abundance. — *Ecology*, **47**, pp. 139-142.
- WATT, K. E. F., 1964. — Comments on fluctuations of animal populations and measures of community stability. — *Canad. Ent.*, **96**, pp. 1434-1442.
- WILLIAMS, C. B., 1964. — *Patterns in the balance of nature*. — viii + 324 p. London : Academic.

## Appendice

LISTE DES ESPÈCES D'ACARIENS ORIBATES INDIQUÉS PAR UN CHIFFRE  
DANS LA FIGURE 1.

- 1 — *Chamobates cuspidatus* (Mich.).
- 2 — *Oppia ornata* (Oudms.).
- 3 — *Tectocephus velatus* (Mich.).
- 4 — *Oribatella quadricornuta* (Mich.).
- 5 — *Suctobella subtrigona* (Oudms.).
- 6 — *Parachipteria willmanni* v. d. Hamn.
- 7 — *Steganacarus magnus* (Nic.).
- 8 — *Carabodes marginatus* (Mich.).
- 9 — *Platynothrus peltifer* (C. L. Koch).
- 10 — *Minuthozetes semirufus* (C. L. Koch).
- 11 — *Phlthiracarus borealis* Trag.
- 12 — *Damaeus onustus* C. L. Koch.
- 13 — *Nanhermannia elegantula* Berl.
- 14 — *Euzetes globulus* (Nic.).
- 15 — *Hermanniella granulata* (Nic.).
- 16 — *Hypochthonius rufulus* C. L. Koch.
- 17 — *Damaeus auritus* C. L. Koch.